

В. О. Казарян, В. А. Давтян, Р. Г. Арутюнян

ВЛИЯНИЕ ГУСТОТЫ ДРЕВОСТОЯ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРНЕЙ БУКА ВОСТОЧНОГО

Густота лесных насаждений играет решающую роль в формировании соответствующего габитуса надземной и архитектоники корневой системы. В густых насаждениях стволы деревьев вытягиваются и очищаются от ветвей, а корневая система развивается главным образом на верхнем плодородном горизонте почвы. Недостаточность для каждого дерева жизненного пространства, а также света, влажности, минеральных элементов приводит к крайнему усилению конкуренции за указанные факторы (15,21). При этом показано, что высокая интенсивность фотосинтеза и других физиологических процессов всегда проявляется при достаточной обеспеченности растений почвенными и атмосферными факторами (3,11,29).

Со световыми, температурными и почвенными условиями связано весеннее пробуждение камбия и его дальнейшая производительность у древесных пород (27,33). Установлена также и интенсификация процессов гистогенеза в надземной сфере древесных, произрастающих на открытом месте (1,25,26). В подобных условиях активный рост тесно коррелируется с высоким содержанием ауксинов в побегах (24).

Учитывая, что уровень жизнедеятельности надземных метамеров проявляется в зависимости от поглотительной и метаболической деятельности корней (8), логически следует ожидать существенного различия в активности указанных физиологических параметров у деревьев, произрастающих свободно и в густых древостоях. В последнем случае, хотя подавляется общая жизнедеятельность растений, но верхушечный рост сохраняется на высоком уровне с тем, чтобы не скрываться под пологом леса. При таком обстоятельстве, видимо, распределение листовых ассимилятов между полярно расположенными органами должно осуществляться неравномерно: корням — меньше, верхушечным растущим очагам — больше. Однако для интенсификации верхушечного роста недостаточно лишь наличие ассимилятов, необходимы и другие метаболиты, в том числе и физиологически активные вещества, некоторые из которых синтезируются в корнях (14,37). В этом аспекте представляет определенный интерес выявление различия в общей активности корней древесных, произрастающих свободно и в густых древостоях.

При оценке поглотительной и метаболической активности корней надежным показателем считается содержание разнообразных метаболитов в пасоке (9,13,23). Следовательно анализ пасоки может проли-

вать свет на те причины, которые обеспечивают интенсивный верхушечный рост на фоне общей слабой жизнедеятельности деревьев густых древостоев. Учитывая это обстоятельство, анализу в наших опытах в основном подвергалась пасока.

Объект и методы исследования

Объектом исследований служили 25–28-летние деревья бука восточного (*Fagus orientalis* Zipsky), произрастающие на территории Ноемберянского леспромхоза АрмССР при густоте стояния 9 тыс. шт/га. Для опытов были выбраны деревья, растущие в древостоях и свободно на расстоянии 50–60 м друг от друга. В фазе бурного роста подопытные деревья в 10–12 ч дня распиливались на высоте 15–20 см от корневой шейки и раннеописанным методом был получен ксилемный сок (10), который затем подвергался анализу.

Сухой вес определялся высушиванием в термостате при 105°С, содержанием форм азота – по Кьельдалю (2), фосфора – по Лоури и Лопесу (34) в модификации Хонда (31), качественный и количественный состав свободных аминокислот – хроматографией на бумаге, активность пероксидазы – методом Бояркина (6), каталазы – по Баху и Опарину (2), полифенолоксидазы – по Самнеру и Гессингу (36). Активность ауксинов и ингибиторов определялась по Кефели и Турецкой (12), цитокининов – по методу Мазина и Шашковой (18).

Повторность определений – 4–12-кратная. Данные подвергались статистической обработке по Доспехову (7).

Результаты и обсуждение

Определение содержания сухих веществ и золы в ксилемном соке деревьев выявило существенную их изменчивость в зависимости от условий произрастания (рис. 1). У бука восточного, произрастающего на открытом месте, содержание сухих веществ в ксилемном соке выше на 68,8%, а золы на 33,3%, чем в загущенных насаждениях. В данном случае выявляется более повышенная поглотительная активность корней свободнорастущих деревьев. Помимо высокой представленности активных корней, условий обитаемой среды последних, существенное значение имеет и общая фотосинтетическая продуктивность листьев указанных деревьев, в связи с чем корни обогащаются ассимилятами, акцепторами минеральных веществ почвы (16,17).

Повышенная концентрация сухих веществ в пасоке свободнорастущего бука несомненно обусловлена и количеством в ней метаболитов, в первую очередь, разных форм азота (табл. 1).

Данные табл. 1 показывают, что содержание общего азота и органического фосфора в ксилемном соке свободнорастущего бука соответственно на 11,1 и 15,1% было выше, чем в условиях густых насаждений. Корни свободнорастущих индивидов отличались также высокой метаболической активностью, выражающейся в существенной активации синтеза белков (на 88,2%). В отношении фосфорного обмена показате-

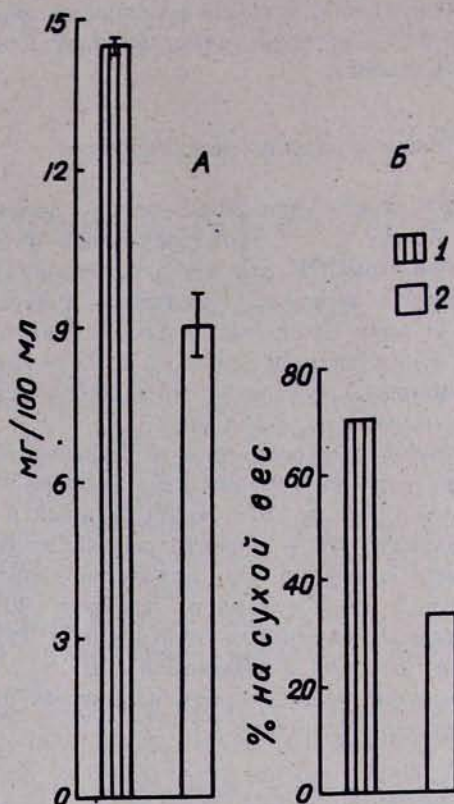


Рис. 1. Содержание сухих веществ (А) и золы (Б) в киселемном соке свободнорастущих (1) и угнетенных (2) деревьев бука восточного.

ли в корнях исследованных деревьев не столь различны. Видимо, под влиянием внешних условий направленность фосфорного обмена изменяется более слабо. Как отмечает Габукова (5) она выражается лишь количественно. При этом недостаток света приводит к снижению содержания органической фракции фосфора в тканях древесных пород (4).

Большее расхождение в метаболической активности корневых систем подопытных деревьев проявлялось в отношении свободных аминокислот (табл. 2). Полученные в этом аспекте данные показали, что число аминокислот в пасоке свободнорастущих деревьев достигает 15-и (цистин, лизин, гистидин, аргинин, аспарагин, глутамин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты, серин с глицином, треонин, аланин, пролин, тирозин, метионин, валин), в то время как в высокоплотных насаждениях отсутствуют аспарагиновая кислота, пролин, метионин. Более существенной оказалась разница в отношении количественного содержания аминокислот. Пасока свободнорастущих индивидов на 69,5% богаче аминокислотами, чем в условиях густых на-

Таблица 1

Содержание различных форм азота и фосфора в киселемном соке бука восточного (мг/100 мл)

Показатели	Условия произрастания		НСР ₀₅
	на открытом месте	в густых древостоях	
Азот (общий)	3,50	3,15	0,33
Белковый	1,75	0,93	0,62
Небелковый	1,75	2,12	0,32
% белкового от общего	50,0	29,5	-
Фосфор (общий)	0,251	0,218	0,024
Органический	0,139	0,102	0,024
Неорганический	0,112	0,116	0,006
% органического от общего	55,5	46,8	-

Таблица 2

Содержание аминокислот в киселемном соке бука восточного

Условия произрастания	Содержание аминокислот, мг/100 мл	НСР ₀₅
На открытом месте	1,517	0,192
В густых древостоях	0,895	

саждений. Подобная разница обуславливается обильным поступлением в корневую систему листовых ассимилятов, в первую очередь, сахаров и усилением процессов их превращения через цикл трикарбоновых кислот, а также аминирования и амидирования. В дальнейшем часть синтезированных аминокислот расходуется на рост самих корней, часть, включаясь в круговорот, с пасоккой поднимается в надземные метамеры. Слабовыраженные метаболические реакции корней деревьев густых насаждений объясняются недостаточным поступлением в их ткани листовых ассимилятов в результате пониженной общей фотосинтетической продуктивности листового полога. Проведенные для подтверждения этого положения анализы показали, что корни свободно-растущих деревьев несравненно богаты углеводами (табл. 3).

Повышенная фотосинтетическая продуктивность листового полога свободно растущих деревьев обеспечивала развитие не только надземных метамеров, но и корневой системы. Последняя, вместе с тем,

Содержание углеводов в корнях бука восточного
(% на сух. вещество, $M \pm m$)

Условия произрастания	Растворимые	Крахмал	Общая сумма
На открытом месте	$9,38 \pm 0,22$	$2,86 \pm 0,03$	$12,24 \pm 0,22$
В густых древостоях	$6,86 \pm 0,18$	$4,00 \pm 0,03$	$10,86 \pm 0,18$

будучи обогащенной сахарами, акцепторами минеральных элементов, отличалась высокой метаболической и поглотительной активностью по сравнению с корнями густо произрастающих деревьев.

Одним из характерных показателей физиологического состояния корневой системы является активность ферментов, среди которых важное место занимают дыхательные, определяющие уровень обмена веществ в ней (8,19). Определение активности в пасоке бука показало, что условия произрастания сильно влияют в основном на пероксидазу и каталазу, в то время как полифенолоксидаза претерпевает незначительные изменения (рис. 2). У корней свободно растущих деревьев пероксидазная активность пасоки в 1,92, а каталазная в 1,34 раза выше, чем в корнях деревьев густых насаждений. Различия же в активности полифенолоксидазы были всего в 1,07 раза, что статистически недостоверно.

Физиологическое состояние пасоки опытных деревьев характеризуется также неодинаковой активностью и соотношением эндогенных регуляторов роста, наличие которых в пасоке констатировано еще раньше (14, 28, 37). Полученные нами данные показали, что состав обнаруженных ауксинов и ингибиторов у обоих вариантов растений идентичен: как у свободнорастущих, так и угнетенных деревьев выявлено по 9 компонентов стимуляторной или ингибиторной природы (рис. 3). Однако активность и соотношение этих веществ несколько различаются: в пасоке свободнорастущих деревьев активность ауксинов выше, а ингибиторов намного ниже по сравнению с пасокой угнетенных деревьев. При этом разница в стимулирующей активности четко выявляется в зоне с R_f 0,2 - 0,4. Эти компоненты с учетом максимума поглощения спектра (20) можно отнести к индольным ауксином, активность которых, соответственно, составляет 132 и 128% от контроля, тогда как у угнетенных - 112 и 115%. Сравнительно высокую ингибиторную активность у угнетенных деревьев проявляют пятна в зоне с R_f 0,4-0,9, соответствующие и по поглощению спектра абсцизовой кислоте. В итоге суммарная активность ауксинов в пасоке свободнорастущих деревьев составляла 184,3, угнетенных - 84,9%, а ингибиторная - соответственно, 24,6 и 65,9%. Эти показатели косвенно свидетельствуют о более высокой физиологической активности пасоки свободнорастущих деревьев.

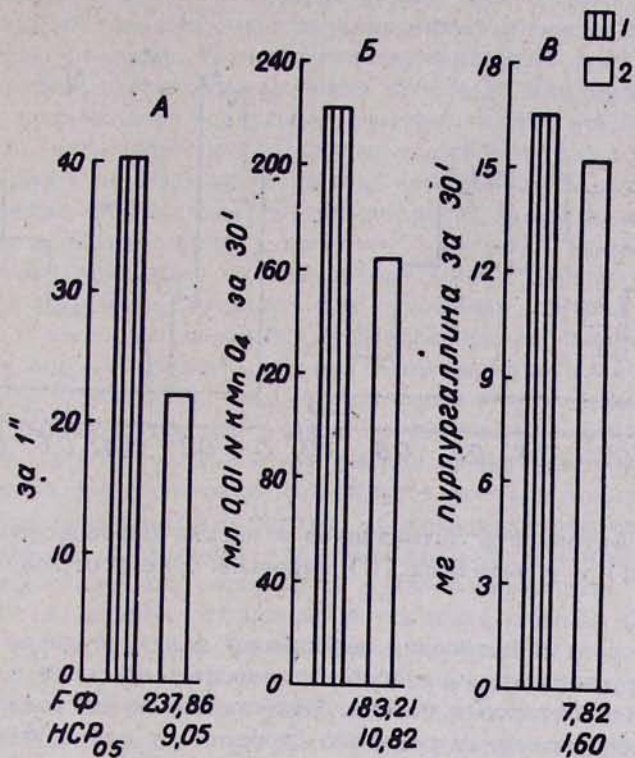


Рис. 2. Активность ферментов (на 100 мл) в кислом соке свободнорастущих (1) и угнетенных (2) деревьев бука восточного. А - пероксидаза, Б - каталаза, В - полифенолоксидаза,

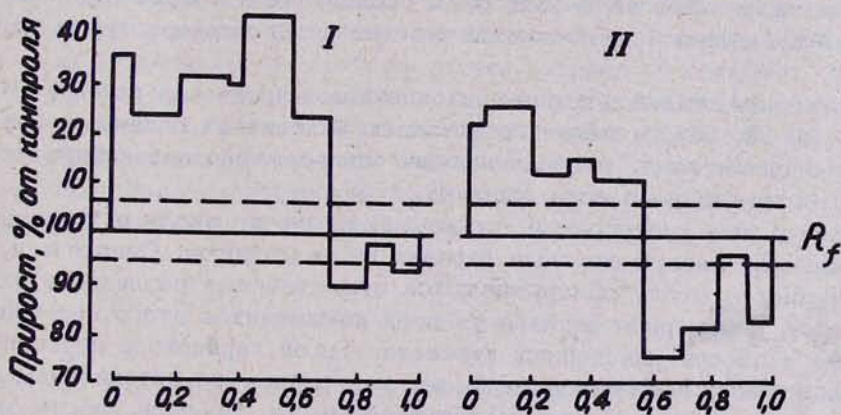


Рис. 3. Активность ауксинов и ингибиторов в кислом соке свободнорастущих (I) и угнетенных (II) деревьев бука восточного.

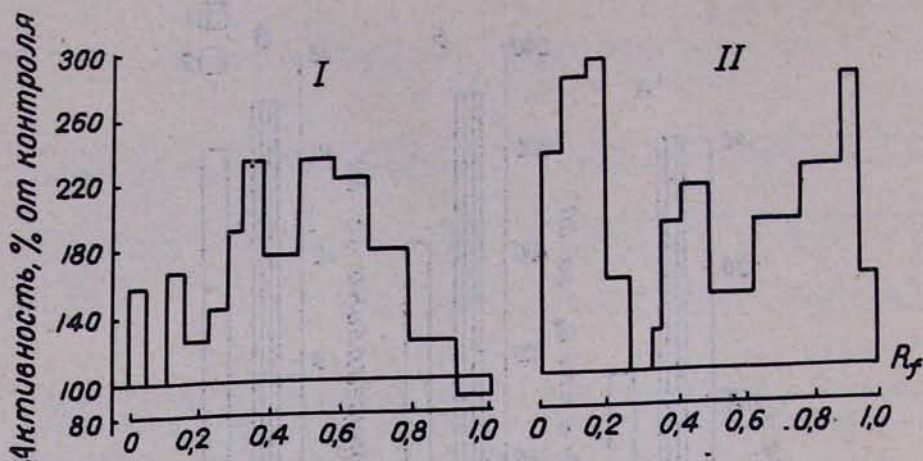


Рис. 4 Активность цитокининов в пасоке свободнорастущих (I) и угнетенных (II) деревьев бука восточного.

Усиленный рост и ветвление свободнорастущих деревьев бука, как мы видим, коррелируют с высокой активностью ауксинов и сравнительно низкой — ингибиторов в пасоке. Это положение согласуется с данными о том, что снижение годового прироста у ели в угнетенном состоянии коррелирует с высоким содержанием ИУК в побегах (28). Следовательно, высокая активность ауксинов является не только показателем интенсивности ростовых процессов, но и обменных реакций, ибо, как известно, гормональная система находится в тесной связи с эндогенными трофическими факторами. В частности, ауксины являются регуляторами передвижения и распределения веществ в растительном организме (13). Выявленные количественные различия в содержании белковых веществ и фосфорных соединений в пасоке обусловлены именно повышенной активностью ауксинов у свободнорастущих деревьев.

Учитывая важнейшую роль цитокининов в процессах роста растений (13, 14, 22, 35), а также локализацию их синтеза главным образом в корневой системе, мы исследовали одновременно цитокининовую активность ксилемного сока (рис. 4).

Полученные гистограммы показывают, что по числу цитокининовых компонентов пасоки опытные деревья не отличаются. Однако в противоположность этому обнаруживаются существенные различия в их активности. Суммарная активность всех компонентов этого гормона больше в пасоке угнетенных деревьев. Такой парадокс с первого взгляда кажется необъяснимым, так как данные по цитокининам не согласуются с остальными вышеприведенными. Но если учесть своеобразную адаптивную реакцию в жестокой борьбе за свет и жизненное пространство в лесных фитоценозах вегетативно менее развитых деревьев, в этом случае нетрудно будет объяснить столь повышенную

активность цитокинов в пасоке деревьев, растущих в густых насаждениях. Указанные деревья для обеспечения физиологически активной радиации, должны показать интенсивный терминальный рост. При этом происходит неравномерное распределение листовых ассимилятов между надземными и подземными растущими очагами. Корни получают меньше ассимилятов, чем надземные растущие части (8). Но для усиления верхушечного роста помимо ассимилятов, необходимы и цитокинины, интенсифицирующие деление клеток терминальной меристемы (13,14, 30,35). Именно в связи с этим в качестве следующей адаптивной реакции такие деревья усиливают синтез цитокининов в корнях.

Аналогичная реакция выявляется и в отношении синтеза ауксинов и ингибиторов в корнях подавленных в фитоценозе деревьев: значительно ослабляется синтез ауксинов, но при этом активируется синтез ингибиторов, что, разумеется, оказывает отрицательное влияние на рост корней. Таким образом, как мы видим, на фоне ослабления общей плотительной и метаболической деятельности имеет место усиление процессов синтеза цитокининов и ингибиторов роста в корнях бука восточного, произрастающего в густых насаждениях. Эти своеобразные физиологические проявления в жизнедеятельности корней осуществляются при недостаточном содержании в них ассимилятов. Видимо, это обстоятельство становится причиной усиления синтеза цитокининов и ингибиторов роста. Первые, перемещаясь по ксилеме в терминальные почки, способствуют их росту, а вторые ограничивают развитие корней, опять-таки для усиления верхушечного роста.

Все эти физиологические перестройки следует рассматривать как адаптивную реакцию растений в густых лесных насаждениях, направленную для их выдержки в борьбе за свет.

По пути перемещения ассимилятов к корням, как известно, осуществляется и рост стеблевых тканей, т.е. утолщение ствола (17,32). В зависимости от количества транспортируемых по стволу сахаров происходит и его утолщение. Понятно, что у свободно растущих деревьев поперечный рост стволов более энергичен, чем у густо растущих индивидов. Последние, в зависимости от их возраста, обычно проявляют неодинаковую реакцию. Если они разновозрастные, то подавленные отстают в верхушечном и поперечном росте, стареют и отмирают в раннем возрасте. Если же насаждения одновозрастно-искусственные, то при отсутствии необходимого ухода и санитарной рубки, они подавляются в общей жизнедеятельности более или менее равномерно и массово высыхают. Задача работников лесного хозяйства заключается в своевременной организации рубки.

Литература

- Антонова Г. Ф., Шебеко В. В. Формирование ксилемы в двулетних побегах свободнорастущей сосны обыкновенной. В сб.: "Роль экологических факторов в метаболизме хвойных". Красноярск, 1979, с. 118-128. (1).

- Белозерский А. Н., Проскурязков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., "Советская наука", 1951, 388 с. (2).
- Бондаренко В. Д. Лесоводственно-физиологические особенности дуба в лесных культурах Молдавии. Автореф. канд. дис., Кишинев, 1974, 24с. (3).
- Габукова В. В. Изменения в фосфорном обмене сосны при недостатке света. Тез. докл. Всес. совещ. по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1981, с. 20-21. (4).
- Габукова В. В. Фосфорный обмен сосны в периоды вегетации и покоя. Тез. докл. Всес. конф. "Проблемы физиологии и биохимии древесных растений" ч. 1, Красноярск, 1982, с. 17. (5).
- Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина И. Л. Большой практикум по физиологии растений. М., "Высшая школа", 1975, с. 284. (6).
- Доспехов Б. А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных. М., "Колос", 1972, 205 с. (7).
- Казарян В. О. Старение высших растений. М., "Наука", 1969, 314с. (8).
- Казарян В. О., Акопова Ж. М. Влияние корневых метаболитов на фотосинтез и образование хлорофилла в листьях. Тр. ин-та ботаники АН АрмССР, т. 18, 1972, с. 17-23. (9).
- Казарян В. О., Хуршудян П. А., Арутюнян Р. Г., Чилингарян А. А. О качественных изменениях пасоки в ходе ее перемещения по стволу бука восточного. ДАН АрмССР, т. 75, в. 4, 1982, с. 186-191. (10).
- Казарян В. О., Авакян Г. С., Кулиджанян А. А. К вопросу о влиянии густоты насаждений на корнеобеспеченность листьев дуба. ДАН АрмССР, т. 76, в. 4, 1983, с. 184-188. (11).
- Кафели В. И., Турецкая Р. Х. Методика определения регуляторов роста и гербицидов. М., "Наука", 1966, 20с. (12).
- Колосов И. И. Поглощительная деятельность корневых систем растений. М., Изд-во АН СССР, 1962, 388с. (13).
- Кулаева О. Н. Цитокинины, их структура и функция. М., "Наука", 1973, 264с. (14).
- Куркин К. А. Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики. Бот. ж., т. 69, №4, 1984, с. 437-447. (15).
- Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. XX Тимирязевские чтения. М., Изд-во АН СССР, 1960, 44с. (16).
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., "Наука", 1976, 648с. (17).
- Мазин В. В., Шашкова Л. С. Изучение природных цитокининов. В кн.: "Рост растений и природные регуляторы". М., "Наука", 1977, с. 122-142. (18).
- Матинян И. Г. Онтогенетическая изменчивость метаболической активности корневой системы однолетних растений. Автореф. канд. дис. Ереван, 1969, 25с. (19).
- Меняйло Л. Н., Шульгина Г. Г. Фотопериодизм и эндогенные ре-

- гуляторы роста сосны обыкновенной. В сб.: "Обмен веществ и продуктивность хвойных". Новосибирск, "Наука", 1977, с. 144-153. (20).
- Работнов Т. А. Фитоценология. М., МГУ, 1978, 384 с. (21).
- Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1949, 48с. (22).
- Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955, 512с. (23).
- Скоудене Л. П., Шуляковская Т. А. Количественные изменения β -индолилуксусной кислоты в связи с ростом побегов хвойных. Тр. Всес. конф. "Метаболизм и механизм действия фитогормонов". Иркутск, 1979, с. 55-58. (24).
- Судачкова Н. Е., Осетрова Г. В., Семенова Г. П. Биохимические изменения в процессе формирования годичного слоя древесины сосны обыкновенной. В сб.: "Метаболизм хвойных в связи с периодичностью их роста". Красноярск, 1973, с. 5-15. (25).
- Судачкова Н. Е., Бородина Е. А. К характеристике окислительно-восстановительных ферментов прикамбиальной зоны сосны обыкновенной. В сб.: "Метаболизм хвойных в связи с периодичностью их роста." Красноярск, 1973, с. 133-144. (26).
- Судачкова Н. Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск, "Наука", 1977, 230с. (27).
- Федорова А. И. Фитогормоны и рост дерева. Новосибирск, "Наука", 249с. (28).
- Якушев Б. И., Ермакова О. О. Эколого-физиологические особенности роста и развития сосны обыкновенной в зависимости от площади питания ее в насаждениях. В кн.: Регулирование роста, развития и питания растений в фитоценозах". Минск, "Наука и техника", 1982, с. 86-138. (29).
- Engelbrecht L. Die Bedeutung verschiedener cytokinine für die Überwindung der apicalen Dominanz bei *Nicotiana glauca*. Wiss. Z. Univ. Rostock Math. Naturwiss. Reihe, 16, 1967, p. 647-650. (30).
- Honda S. I. The salt respiration and phosphate contents of Barley roots. Pl. phys., v. 31, № 1, 1956, p. 62-70. (31).
- Kozłowski T. T., Keller T. Food relations of woody plants. Bot. Rev. v. 32, 1966, p. 293-382. (32).
- Kozłowski T. T. Growth and development of trees. N. - I. - L., 1971, v. 2, 514 p. (33).
- Lowry O. H., Lopez T. H. The determination of inorganic phosphate in the presence of labile phosphate esters. J. Biol. chem., v. 162, №3, 1946, p. 421-426. (34).
- Sachs T., Timann K. V. The role of auxins and cytokinins in the release of buds from dominance. Amer. J. Bot., v. 54, 1967, p. 136. (35).
- Sumner J. B., Gjessing E. C. A Method for the Determination of Peroxidase Activity. Arch. of Biochem., v. 2, 1943, p. 291. (36).
- Torrey J. G. Root hormones and plant growth Ann. Rev. Plant physiol., v. 27, 1976, p. 435-459. (37).

Վ. Հ. Ղազարյան, Վ. Ա. Դավթյան, Ռ. Հ. Հարությունյան

ԾԱՌՈՒՏԻ ԽՏՈՒԹՅԱՆ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅՈՒՆԸ ԱՐԵՎԵԼՅԱՆ ՀԱՃԱՐԵՆՈՒ
ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ԿԵՆՍԱԳՈՐԾՈՒՆԵՆՈՒԹՅԱՆ ՎՐԱ

Ցույց է տրված, որ ազատ աճող հաճարենու արմատաչյուղը աչքի է բնկնում ազոտի տարրեր ձեռքի, ֆոսֆորի, ամինաթթուների, շաքարների ավելի բարձր պարունակությամբ և ֆերմենտների ակտիվությամբ: Ուժեղ աճն ու ճյուղավորումը ազատ աճող ծառերի մոտ ուղեկցվում է աուքսինների համեմատաբար բարձր և ինհիբիտորների ցածր ակտիվությամբ: Մինչդեռ ցիտոկինինների պարունակությամբ ավելի հարուստ է խիտ ծառուտում աճող ծառերի արմատաչյուղը, որը և ըստ երեւելիս պայմանավորում է նրանց գագաթային ուժեղ աճը: